No 13. **M. Lüscher,** Basel. — Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (Vorläufige Mitteilung)

(Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.)

Das Problem der Entstehung der verschiedenen Kasten bei Termiten ist heute noch sehr umstritten. Es war deshalb eine verlockende Aufgabe, die Faktoren zu analysieren, die für die Entstehung einer bestimmten Kaste verantwortlich sind. Für diese Analyse wurde die Kaste der Ersatzgeschlechtstiere der südeuropäischen Termitenart *Kalotermes flavicollis* Fabr. [1] gewählt.

Dass für diese Analyse gerade Ersatzgeschlechtstiere gewählt wurden, hat seinen Grund darin, dass diese mit grosser Regelmässigkeit dann und nur dann entstehen, wenn die in der Kolonie vorhandenen Geschlechtstiere entfernt werden. Die Ersatzgeschlechtstiere unterscheiden sich äusserlich nur sehr wenig von Larven und Nymphen. Im Gegensatz zu diesen haben sie mehr oder weniger gut erkennbare, pigmentierte Augen, und ihr Integument ist mehr oder weniger stark gelblich oder bräunlich gefärbt. Ihre Geschlechtsorgane sind vollkommen ausgebildet und funktionell. Man hat deshalb die Ersatzgeschlechtstiere oft als neotene Larven aufgefasst (Grassi und Sandias). Das Ersatzgeschlechtstier ist aber ein typisches Endstadium der Entwicklung. Die Ersatzgeschlechtstiermerkmale treten bei einer Häutung in Erscheinung (Grassé und Noirot). Der Verlauf dieser Häutung ist anders als derjenige einer normalen Häutung, und sie ist immer mit einer Regression verbunden: die Kopfbreite wird verkleinert und vorhandene Flügelanlagen werden verkürzt. Das Ersatzgeschlechtstier häutet sich nicht mehr und kann keine rückläufige Entwicklung

---

[1] Diese Analyse wurde 1948 im ,,Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés" in Paris begonnen. Dem Leiter dieses Instituts, Herrn Prof. P.P. Grassé möchte ich für seine Gastfreundschaft und für viele Ratschläge und Anregungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Die Termiten wurden teils anlässlich eines Aufenthaltes am Laboratoire Arago in Banyuls sur mer gesammelt, teils wurden sie mir von dort zugesandt. Hierfür möchte ich dem Leiter des Laboratoire Arago, Herrn Prof. G. Petit, herzlich danken.

mehr durchmachen. Seine Entwicklung ist endgültig abgeschlossen und es kann deshalb als adult angesprochen werden. Man kann also mit Recht von der Kaste der Ersatzgeschlechtstiere reden.

Wenn man in einer Kolonie die vorhandenen Geschlechtstiere (König und Königin) entfernt, so treten meist 8—10 Tage später die ersten Ersatzgeschlechtstiere auf. In den folgenden Tagen entstehen noch einige weitere Ersatzgeschlechtstiere, doch hört ihre Produktion etwa 10 Tage nachdem ein Männchen und ein Weibchen vorhanden sind, auf. Die überzähligen Ersatzgeschlechtstiere werden eliminiert. Sie nehmen keine Nahrung zu sich, beginnen zu kränkeln und werden bald aufgefressen. Immer bleibt nur ein Pärchen in der Kolonie erhalten und solange Männchen und Weibchen zusammen vorhanden sind, entstehen keine neuen Ersatzgeschlechtstiere. Die Elimination der überzähligen Ersatzgeschlechtstiere verläuft unabhängig von ihrer Entstehung, und wir können sie deshalb vorläufig ausser Betracht lassen.

Das Entstehen von Ersatzgeschlechtstieren ist abhängig vom Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Geschlechtstieren. Vorhandene Geschlechtstiere verhindern die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren, allerdings nur wenn sie paarweise vorhanden sind. Ist nur ein einzelnes Geschlechtstier vorhanden, so entstehen Ersatzgeschlechtstiere beiderlei Geschlechts, genau so, wie wenn kein Geschlechtstier vorhanden wäre. Von den paarweise vorhandenen Geschlechtstieren geht also eine Hemmwirkung aus, die andere Tiere daran verhindert, sich zu Ersatzgeschlechtstieren zu entwickeln. Manchmal genügt es aber, ein Geschlechtstier während 24 Stunden von einer Kolonie zu isolieren, um nach 8—14 Tagen Ersatzgeschlechtstiere entstehen zu lassen. Das Fehlen der Hemmwirkung während 24 Stunden genügt also zur Determination von Ersatzgeschlechtstieren und diese Determination ist irreversibel.

Nicht immer entstehen die Ersatzgeschlechtstiere bald nach der Elimination der Geschlechtstiere. Es sind also nicht zu jeder Zeit Larven oder Nymphen vorhanden, die bereit sind, auf das Fehlen der Hemmwirkung zu reagieren. Die Larven sind nicht immer reaktionsbereit. Um zu ermitteln, welche Larven und Nymphen in Bereitschaftszustand sind, wurden Markierungsversuche angestellt. Es wurden in einigen Kolonien alle Larven und Nymphen markiert und das Verhalten sämtlicher Individuen während mehr als einem Jahr täglich kontrolliert. Diese Untersuchung hat erge-

ben, dass nur ältere Larven, die mindestens das 7. Stadium und eine Kopfbreite von mindestens 1,07 mm erreicht haben, sowie alle Nymphen sich zu Ersatzgeschlechtstieren umwandeln können.

Auch die älteren Larven und Nymphen sind jedoch nicht zu jeder Zeit bereit, sich zu Ersatzgeschlechtstieren umzuwandeln. Dies ergibt sich aus der Dauer der Häutungsintervalle. Das Häutungsintervall beträgt für die in Frage kommenden Larven und Nymphen durchschnittlich 83,7 Tage mit Extremwerten von 40 und 158 Tagen. Ersatzgeschlechtstierhäutungen traten durchschnittlich 29,5 Tage nach einer gewöhnlichen Häutung ein, mit Extremwerten von 12 und 58 Tagen. Die Ersatzgeschlechtstierhäutung ist also nicht etwa eine modifizierte gewöhnliche Häutung, sondern eine induzierte Häutung. Die kritische Phase der Reaktionsbereitschaft liegt etwa zwischen 10 und 30 Tagen nach der Häutung. Da das normale Häutungsintervall ganz erheblichen Schwankungen unterworfen ist, dürfen wir auch ähnliche Schwankungen für die Zeit der kritischen Phase annehmen und somit dürfte die Dauer der kritischen Phase im Einzelfall recht kurz sein. Die Existenz dieser Bereitschaftsphase wird dadurch bestätigt, dass es uns nun möglich ist, vorauszusagen, welche Larven und Nymphen sich nach Entfernung der Geschlechtstiere verwandeln werden. Wenn die Vorgeschichte der Kolonie genau bekannt ist, lässt sich diese Prognose mit 80% Sicherheit stellen.

Man kann sich nun fragen, wie es möglich ist, dass die in Bereitschaft befindlichen Larven und Nymphen durch das Vorhandensein von Geschlechtstieren in ihrer Geschlechtsentwicklung gehemmt werden. Viele Autoren (Grassi, Goetsch u. a.) haben angenommen, dass nach dem Ausfallen der Geschlechtstiere besondere Larven mit Speichel gefüttert werden, und dass diese dadurch zu Ersatzgeschlechtstieren determiniert werden. Nachdem aber Grassé und Noirot gezeigt haben, dass zwei zusammen isolierte Larven zu Ersatzgeschlechtstieren werden können, müssen wir annehmen, dass die Determination der Ersatzgeschlechtstiere nicht nahrungsbedingt ist.

Es scheint deshalb von den Geschlechtstieren eine direkte physiologische Wirkung auf die Larven in Bereitschaftszustand auszugehen. Für die Art dieser Hemmwirkung sehen wir vorläufig zwei Möglichkeiten. Die Geschlechtstiere könnten einen wirksamen Stoff abgeben, der von Larven und Nymphen aufge-

nommen wird, und der bei ihnen in irgend einer Weise die Geschlechtsentwicklung hemmt (PICKENS), oder die sinnesmässige Wahrnehmung der Geschlechtstiere bewirkt auf zentral-nervösem oder neurohumoralem Weg die Hemmung der Geschlechtsentwicklung (GRASSÉ und NOIROT).

Um zu entscheiden, welche Art der Hemmwirkung in Frage kommt, wurde ein Nest konstruiert, das durch ein feines Gitter in zwei Abteile unterteilt war. Die Maschenweite des Gitters wurde so gewählt, dass sich die Tiere bequem durch das Gitter hindurch mit den Antennen abtasten konnten. Es sollte also eine sinnesmässige Wahrnehmung der Geschlechtstiere durch das Gitter hindurch möglich sein, ein Stoffaustausch aber nicht. Aus der gleichen Kolonie wurden dann in das eine Abteil die Geschlechtstiere mit 20 Larven, in das andere nur 20 Larven gebracht. Während der ganzen Versuchszeit haben sich die Tiere durch das Gitter hindurch sehr häufig abgetastet. Die geschlechtstierlose, verwaiste Kolonie entwickelt sich nun so, wie wenn sie unabhängig wäre, d.h. es entstehen Ersatzgeschlechtstiere. Der Antennenkontakt allein genügt also nicht, um die Bildung von Ersatzgeschlechtstieren zu verhindern. Bei einigen Versuchen ist es aber vorgekommen, dass alle entstandenen Ersatzgeschlechtstiere eliminiert wurden. Es entwickelten sich dann erneut Ersatzgeschlechtstiere, die ihrerseits wiederum eliminiert wurden, bis die verwaiste Kolonie derart dezimiert wurde, dass sie lebensuntüchtig wurde, und der Versuch abgebrochen werden musste. Für die Auslösung des Eliminationsmechanismus genügte also die Wahrnehmung der Geschlechtstiere mit Hilfe der Antennen. Obschon die Larven der verwaisten Kolonie mit Hilfe ihrer Antennen sinnesmässig das Vorhandensein von Geschlechtstieren auf der andern Seite des Gitters wahrgenommen haben, sind immer wieder Ersatzgeschlechtstiere entstanden. Die Verhinderung ihrer Entstehung bei Vorhandensein von Geschlechtstieren scheint also nicht auf einer sinnesmässigen Wahrnehmung derselben, sondern eher auf einer von den Geschlechtstieren ausgehenden stofflichen Hemmwirkung zu beruhen.

Zusammenfassend können wir festhalten: Jede Larve, die das 7. Stadium erreicht hat und jede Nymphe durchläuft kurze Zeit nach jeder Häutung eine kritische Phase, in der sie bereit ist, auf das Fehlen eines Faktors, der vom Vorhandensein eines Geschlechtstierpaares abhängig ist, mit der Entwicklung von Ersatzgeschlechts-

tiermerkmalen zu reagieren. Die Determination zum Ersatzgeschlechtstier kann zu dieser Zeit innert 24 Stunden endgültig erfolgen. Die Versuchsergebnisse weisen darauf hin, dass von den Geschlechtstieren eine stoffliche Wirkung ausgeht, durch die bei Larven und Nymphen im Bereitschaftszustand die Determination zum Ersatzgeschlechtstier verhindert wird.

No 14. **R. Geigy** und **U. Rahm,** Basel. — Beiträge zur experimentellen Analyse der Metamorphose von *Sialis lutaria* L. *(Megaloptera)*. (Mit 3 Abbildungen.)

Nach den Untersuchungen von Du Bois und Geigy dauert die Entwicklung von *Sialis lutaria* zwei Jahre. Im ersten Jahr finden 7, im zweiten Jahr 3 Larvenhäutungen statt. Nach einer Diapause von ca. 7 Monaten während des Winters, verlassen die reifen Larven unter Retraktion der Abdominalkiemen das Wasser, verpuppen sich am Ufer und entwickeln sich zu Imagines. Werden die Diapauselarven im Winter im Laboratorium in Zimmertemperatur gehalten, so metamorphosieren sie bereits 5 Monate früher als normal. Durch Schnürung unmittelbar hinter dem Kopf in diesem letzten, 10. Larvenstadium konnten Geigy und Ochsé zeigen, dass isoliert nur Thorax und Abdomen zur Metamorphose befähigt sind, während die Köpfe larval bleiben.

Es war nun von Interesse zu erfahren, ob sich die Larven auch auf jüngeren Stadien nach Kopfschnürung hinter der Ligatur zu Puppen umwandeln können. Deshalb wurde eine Vergleichsserie hergestellt von Kopfschnürungen auf den Stadien 8, 9 und 10. Es zeigte sich, wie übrigens schon früher, dass die Operation im Allgemeinen desto schwerer ertragen wird, je jünger das Stadium ist. Die Erfahrung hat gezeigt, dass vor dem 10. Tage nach Kopfschnürung keine Metamorphose zu erwarten ist. Da deshalb über das Metamorphoseverhalten aller Individuen, die nach der Operation den 10. Tag nicht erreichen, nichts ausgesagt werden kann,